Untersuchung über die heliotropische Präsentationszeit

(II. Mitteilung)

von

Paul Fröschel.

Ausgeführt mit Subvention aus dem Legate Schotz.

Aus dem pflanzenphysiologischen Institute der k. k. Universität in Wien.

(Mit 6 Textfiguren.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 8. Juli 1909.)

Erster Teil.

Einleitung.

In der ersten Mitteilung (10) über diesen Gegenstand hatte sich als allgemeines Resultat das Gesetz ergeben, daß die Präsentationszeit der Lichtintensität verkehrt proportioniert ist, mit anderen Worten, daß zur Erzielung einer eben merklichen heliotropischen Reaktion für jedes Pflanzenorgan eine ganz bestimmte, konstante Lichtmenge erforderlich ist. Geometrisch dargestellt, ergab die Kurve der Präsentationszeiten in ihrer Abhängigkeit von der Lichtintensität eine gleichseitige Hyperbel, die die Koordinatenachsen zu Asymptoten hat. So verständlich, ja selbstverständlich dieses Ergebnis erschien, wurde es doch damals in Anbetracht des Umstandes, daß es nur an einem Objekte gewonnen wurde und die Methodik viel an Exaktheit zu wünschen übrig ließ, mit einer gewissen Reserve ausgesprochen. Ich hatte vor, eine Anzahl anderer Pflanzen zu gleichen Experimenten heranzuziehen und an ihnen die Gültigkeit des »Hyperbelgesetzes« zu erproben. Es ergab sich ferner als zweites wichtiges Resultat, daß bei sukzessiver Steigerung

der Lichtintensität die Präsentationszeit sich auf 2 Sekunden herabdrücken ließ — eine Zeit, die gegenüber den Angaben Czapek's für *Phycomyces*, bei dem die Präsentationszeit 7 Minuten betrug, als verblüffend kurz erscheinen mußte. »Es ist wohl kaum zu zweifeln«, schrieb ich damals, »daß bei noch stärkeren Intensitäten, wie sie uns die Nernstlampe oder das direkte Sonnenlicht vorstellen, die Präsentationszeiten sich auf Bruchteile von Sekunden herabdrücken lassen.«

Diese beiden Resultate — die Gültigkeit des Hyperbelgesetzes und die aus dem Gesetze sich ergebende Postulierung sehr kurzer Präsentationszeiten — wurden früher und ausgiebiger bestätigt, als man nur erwarten konnte. Denn nicht lange nach der Publikation meiner ersten Ergebnisse erschienen völlig bestätigende und ergänzende Nachrichten aus dem Utrechter botanischen Institute. Zunächst ein Referat aus der Feder des Herrn Prof. Went (19), dann die ausführliche Untersuchung seines Schülers A. H. Blaauw über »Die Perzeption des Lichtes« (3). Auf diese großzügige Arbeit wird hier mehrmals zurückzukommen sein. An dieser Stelle sei bloß festgehalten, daß Blaauw völlig unabhängig von mir die gleiche Frage untersucht und zur Erkenntnis der gleichen Gesetzmäßigkeit gelangt war. Durch Anwendung sehr hoher Lichtintensitäten konnte er die Präsentationszeit auf die unglaublich kurze Zeit von $^1/_{1000}$ Sekunde herabdrücken!

Unterdessen hatte ich die tierphysiologische Literatur durchsucht und dort eine große Zahl völlig bestätigender Resultate gefunden. Ich will daher zunächst eine Übersicht über die hierhergehörigen Gesetzmäßigkeiten der tierischen und pflanzlichen Reizphysiologie geben und daran zeigen, daß das Hyperbelgesetz und eine Reihe anderer Gesetzmäßigkeiten nichts anderes als spezielle Ausflüsse einer allgemeinen, zudem ganz verständlichen Beziehung sind. Indes soll diese Übersicht hier nur knapp gehalten sein. Eine ausführlichere Darstellung habe ich in der Naturwissenschaftlichen Wochenschrift veröffentlicht (11).

Es ist ein glücklicher Umstand, daß gerade für den Lichtreiz die analogen Fragen in der Sinnesphysiologie eine so oftmalige experimentelle Behandlung erfahren haben, daß ein

abschließendes Urteil durchaus möglich erscheint, das zudem mit den botanisch-reizphysiologischen Ergebnissen völlig harmoniert.

Den Anfang einer Fragestellung über die Art der Beziehung, in welcher Reizintensität und Reizdauer einer Lichtquelle stehen müssen, um eine Perzeption auf der Retina des menschlichen Auges zu ermöglichen, finden wir bei Richet und Bréguet im Jahre 1879. Durch methodisch relativ einfache Untersuchungen gelangten sie bereits zur Erkenntnis folgender Sätze (zitiert und übersetzt nach Charpentier, siehe weiter unten):

1. Ein schwaches Licht, das deutlich perzipiert wird, wenn es einige Zeit auf die Netzhaut wirkt, wird unsichtbar, wenn seine Dauer sich vermindert.

2. Um es wieder sichtbar zu machen, genügt es, das Licht entweder intensiver zu machen, oder seine Einwirkungsdauer zu vergrößern.

Diese beiden Sätze verraten deutlich, daß den beiden Autoren bereits eine Ahnung über die bestehende Gesetzmäßigkeit aufging. Mangels numerischer Angaben konnten sie indes zu einer klaren Erkenntnis derselben nicht gelangen. Um aber solche numerische Werte zu erhalten, ging der französische Physiologe Bloch (4), mit besserer Methodik ausgerüstet, an die Behandlung folgender präziser Fragestellung:

1. Wenn man die Reizdauer variiert, wie muß sich dann die Lichtintensität ändern, damit die Gesichtsempfindung nicht die Zeit habe, in Erscheinung zu treten?

2. Gibt es eine Beziehung zwischen Reizdauer und Lichtintensität?

Ohne in die Details der Untersuchung einzugehen, teilt Bloch bloß mit, daß innerhalb eines Zeitintervalls von 0·00173 Sekunden und 0·0518 Sekunden die Lichtintensitäten in genau inverser Proportion zur Reizzeit stehen, d. h. bei doppelter Intensität brauchte man nur die halbe Zeit zu belichten, um an die Grenze des Ebenausbleibens der Gesichtsempfindung zu gelangen.

Man sieht, dies ist nichts anderes als das Hyperbelgesetz.

Die Reserve jedoch, mit der Bloch das Gesetz der inversen Proportionalität zwischen Reizintensität und Reizdauer aussprach, veranlaßte 5 Jahre später den Physiologen Charpentier (5) die ganze Frage von neuem zum Gegenstand einer sehr gründlichen und methodisch ungleich reiferen Untersuchung zu machen.

Es ist hier nicht der Ort, auf die interessante Methodik Charpentier's näher einzugehen.[1] Bloß das Resumé seiner Untersuchungen sei wiedergegeben, welches besagt, daß innerhalb der Zeitgrenzen 0·0021 und 0·125 Sekunden Reizdauer und Reizintensität einander verkehrt proportioniert sind. Mit anderen Worten, daß zur Erzielung der minimalen Gesichtsempfindung eine konstante Lichtmenge erforderlich ist.

Nun aber kommen wir das erste Mal zu Ergebnissen sinnesphysiologischer Forschung, die den bisher referierten, so schön zusammenstimmenden Resultaten widersprechen. Es handelt sich um eine Untersuchung von Grijns und Noyons (12), die wieder die Frage nach der Beziehung zwischen Reizdauer und Reizintensität zum Gegenstande hat. Die beiden Autoren fanden, daß die zur Erzielung einer minimalen Gesichtsempfindung nötige Lichtmenge durchaus nicht immer die gleiche ist, vielmehr bei einer Reizzeit von 2 bis 3 Tausendstel Sekunden einen minimalen Wert erlangt. Dementsprechend fällt auch die Kurve der Präsentationszeiten nicht konstant gegen die Abszissenachse ab, wie das ja eine Hyperbelkurve tun muß, sondern hebt sich jenseits der Abszisse $^3/_{1000}$ wieder empor!

Dieser Widerspruch blieb jedoch nicht lange bestehen. Denn die gleiche Frage wurde noch zweimal experimentell behandelt, und zwar von J. v. Kries (13) im Jahre 1906 und von O. Weiß und Ernst Lacqueur (18) im Jahre 1908.

J. v. Kries hatte seine Untersuchungen zu anderem Zweck unternommen, wobei sich, obwohl nicht angestrebt, die gleiche Beziehung zwischen Reizintensität und Reizdauer ergab, die schon Charpentier experimentell sichergestellt hatte. Auch

[1] Die Details sind in meinem Referat in der Naturwiss. Wochenschrift zu finden.

v. Kries findet zwischen Reizzeiten von 0·0075 und 0·125 Sekunden die bekannte inverse Proportionalität. Es sei eine seiner Tabellen teilweise wiedergegeben.

Expositionszeit	Lichtintensität	Produkte
0·0125 Sek.	59·9	0·799
0·016 »	50·0	0·780
0·025 »	34·50	0·862
0·031 »	24·34	0·753
0·050 »	15·31	0·765
0·062 »	13·84	0·855
0·100 »	9·19	0·919
0·125 »	6·62	0·825

Man sieht, die Produkte sind konstant.

Zum Überflusse noch das Resultat von Weiß und Lacqueur: »Das Produkt aus Lichtmenge und Dauer der Belichtung bei Minimalerregungen ist konstant.« Dieser Satz wird übrigens noch durch die von Weiß und Lacqueur ermittelten Kurven illustriert, die die typische Hyperbelgestalt besitzen.

Gegenüber dem starken Beweismaterial, das auf tierphysiologischem Gebiete von Bloch, Charpentier, J. v. Kries, O. Weiß und Lacqueur, auf botanisch-reizphysiologischem Gebiete von Bach, L. Linsbauer, Fröschel und Blaauw zusammengetragen wurde, wird wohl das Grijns-Noyons'sche Ergebnis in den Hintergrund gedrängt und es kann die Gültigkeit des Hyperbelgesetzes für Lichtreize sowohl im Tier-, wie im Pflanzenreich als völlig sichergestellt erachtet werden.

Dem Hyperbelgesetze folgen nun aber auch andere Reizerscheinungen. Charpentier will das Gesetz für die menschliche Gehörsempfindung sichergestellt haben.[1] Von der bei Blaauw zitierten tierphysiologischen Literatur sei in diese Zusammenstellung aufgenommen, daß A. de Haas bei seiner Untersuchung über die quantitative Beziehung zwischen Lichtreizen und dem Retinastrom am Froschauge feststellen konnte,

---

[1] Die diesbezügliche Abhandlung konnte ich nicht auffinden.

daß der Effekt (abgelesen am Galvanometer) nur durch die Größe der Lichtmenge bestimmt ist.

In der ersten Mitteilung habe ich schon darauf hingewiesen, daß Bach's Kurve, die die Abhängigkeit der geotropischen Präsentationszeit von der Zentrifugalkraft illustriert, die typische Hyperbelform besitzt (2). Dasselbe gilt für die Kurve, die Ludwig Linsbauer (14) für die Anthokyaninduktion in ihrer Abhängigkeit von der Lichtintensität feststellte. Ich habe ferner darauf hingewiesen, daß auch das Talbot'sche Gesetz genau das gleiche besagt, wie das Hyperbelgesetz und kann hier nachtragen, daß bereits Helmholtz sich auf diesen Standpunkt gestellt hat (zit. n. J. v. Kries in Nagel's Handbuch). Als neue Stütze führe ich an, daß auch das Fitting'sche Sinusgesetz in diesem Punkte deutbar ist und erst dann verständlich erscheint. Fitting (9) prüfte die geotropische Präsentationszeit auf ihre Abhängigkeit von der Winkelgröße, unter der die Schwerkraft angriff. Mit Hilfe seines intermittierenden Klinostaten reizte er seine Versuchsobjekte auf antagonistischen Flanken in den Neigungswinkellagen 90, beziehungsweise 45°. Es zeigte sich, daß erst dann eine Kompensation der entgegengesetzten Reizimpulse eintrat, wenn die Reizzeiten in diesen beiden Lagen sich verhielten wie sin 45° : sin 90°. War also in der horizontalen (= optimalen) Reizlage die Präsentationszeit t, so war sie allgemein im Ablenkungswinkel $\alpha = \frac{t}{\sin \alpha}$. In der Horizontalen wirkt nun die ganze Acceleration g, in der Lage α aber nur jene Komponente derselben, die senkrecht zur Richtung des Objektes wirkt, also nur die Größe $g . \sin \alpha$. Man multipliziere in beiden Fällen Reizgröße mit Reizdauer und man sieht sofort, daß die Produkte gleich sind.

$$g . t = g . \sin \alpha \cdot \frac{t}{\sin \alpha}.$$

Was Fitting durch intermittierende Reizung bewiesen, hat Bach (2) zudem auf anderem Wege gefunden, indem er direkt die geotropische Präsentationszeit für verschiedene Neigungswinkel des Objektes ermittelte. Auch er fand, daß die Präsentationszeit dem Sinus des jeweiligen Neigungswinkels

verkehrt proportioniert ist, daß also die Produkte aus Präsentationszeit und wirkender Schwerkraftskomponente — wenigstens innerhalb gewisser Grenzen — konstant sind.

Aber das hierhergehörige Material reizphysiologischer Untersuchungen ist hiermit nicht erschöpft. Es muß noch auf einige sinnesphysiologische Arbeiten hingewiesen werden, die freilich ihr botanisches Analogon noch nicht gefunden haben. Es ergab sich nämlich im Verlaufe sinnesphysiologischer Studien am menschlichen Auge die Aufgabe, festzustellen, ob nicht vielleicht die räumliche Größe des einwirkenden Lichtes, mit anderen Worten, ob nicht die Größe der gereizten Netzhautzone von Einfluß auf die Minimalempfindung des Sehorgans sei. Ob nicht eine sehr kleine Fläche intensiver leuchten muß, um eben noch wahrgenommen zu werden, als eine größere?

Charpentier (6) hatte sich auch dem Studium dieser Frage zugewendet. Er verwendete als lichtspendende Flächen Quadrate von 0·7 bis 12 *mm* Seitenlänge. Solange nun die Quadratseite mehr als 2 *mm* betrug, war in allen Fällen zur Hervorrufung einer minimalen Lichtempfindung dieselbe Helligkeit vonnöten. Sank aber die Seitenlänge unter 2 *mm*, so zeigte sich bei sechs verschiedenen Quadraten, »que l'éclairement nécessaire devait être d'autant plus fort que la surface lumineuse était moindre, tellement que le produit de l'un par l'autre était à très peu près constant«, d. h. mit anderen Worten, es ist wieder zur Hervorrufung der minimalen Empfindung eine konstante Lichtmenge nötig.

Das gleiche Gesetz der konstanten Produkte aus Flächengröße und Helligkeit hatte übrigens Riccò (16) schon 1877 mitgeteilt. Es wurde in der Folge bestätigt von Asher (1), der die obere Gültigkeit des Gesetzes bei einer Feldgröße von 2 Bogenminuten erreicht fand, und von Schoute (17). Es wäre wichtig, bei pflanzlichen Reizvorgängen nach einer ähnlichen Beziehung zu suchen. Man wird sie höchstwahrscheinlich auch realisiert finden.

Alle diese vielfachen, hier referierten Gesetzmäßigkeiten, die von den verschiedensten Beobachtern zum großen Teil unabhängig voneinander ermittelt wurden, sind nun ohne

weitere Mühe von einem Gesichtspunkte aus verständlich, ja erscheinen geradezu selbstverständlich. Vergleichend-physiologisch betrachtet erlauben sie die Aufstellung des folgenden, vielleicht ganz allgemeinen reizphysiologischen Gesetzes:

Die Größe der durch irgendeinen Reiz in einem reizbaren Organ hervorgerufenen Erregung ist einzig und allein eine Funktion der reizauslösenden Energiemenge. Gleiche Energiewerte rufen gleiche Erregungen hervor.

Die Formulierung dieses Gesetzes erfordert zwei seine Gültigkeit beschränkende Zusätze:

1. Ist das Gesetz nur innerhalb bestimmter Grenzen gültig (siehe den nächsten Abschnitt).

2. Darf aus dem Satze: »Gleiche Energiemengen rufen gleiche Erregungen hervor«, nicht der Schluß gezogen werden, daß die 2, 3, 4 . . . fache Energiemenge auch die 2, 3, 4 . . . fache Erregung hervorrufe. Die Erregung wird vielmehr nur innerhalb jedenfalls enger Grenzen proportional der einwirkenden Energiemenge wachsen, dann aber durch Gegenreaktion, Ermüdung etc. gehemmt werden, wonicht sie ja ins Unendliche wachsen müßte, was erwiesenermaßen nicht der Fall ist.

Aus dem obigen Gesetze lassen sich das Hyperbelgesetz, das Talbot'sche Gesetz und das Fitting-Bach'sche Sinusgesetz als Spezialfälle deduzieren. Ja, diese Gesetze haben eigentlich nur, entsprechend der Art und Weise, wie die nötige Energiemenge zugeführt wurde, ihre charakteristische Formulierung erhalten, besagen aber alle im Wesen das gleiche. Diese Erkenntnis, zu der erst die vergleichend-physiologische Betrachtung verhalf, gab natürlich eine starke Stütze für das Hyperbelgesetz, das ich ja nur an einer Pflanze *(Lepidium sativum)* festgestellt hatte. Als aber die direkte Bestätigung Blaauw's eintraf, der bei *Avena* und *Phycomyces* das gleiche Resultat fand, glaubte ich, mir die mehr extensive Arbeit der Nachprüfung des Hyperbelgesetzes bei anderen Pflanzen ruhig ersparen zu dürfen.

Die wichtigste nunmehr auftauchende Frage war die nach den Grenzen der Gültigkeit des Hyperbelgesetzes. Ich habe in der ersten Mitteilung schon betont, daß die untere

Grenze durch den absoluten Intensitätsschwellenwert, die obere durch den absoluten Zeitschwellenwert bestimmt erscheine.

Da absolute Intensitätsschwellenwerte für den heliotropischen Reizvorgang schon wiederholt ermittelt worden waren [Wiesner (20), Figdor (7)], so war die Frage nach dem Zeitschwellenwerte die ungleich wichtigere und interessantere. Nun traf aus Utrecht die Mitteilung ein, daß es Blaauw gelungen sei, Präsentationszeiten von $^1/_{1000}$ Sekunden festzustellen. Diese verblüffende Angabe war in zweifacher Hinsicht von größtem Interesse. Theoretisch deshalb, weil damit die Vorstellung von einem sehr trägen Ablauf aller Phasen des Reizvorganges stark erschüttert schien. Die Fittingschen Zahlenangaben über die Größe der Perzeptionszeit, die kurzen geotropischen Präsentationszeiten, die Bach bei Anwendung starker Zentrifugalkräfte erhielt, schließlich mein eigener Befund über eine nur 2 Sekunden dauernde heliotropische Präsentationszeit bei entsprechender Intensität des Lichtreizes, hatten wohl dieser Vorstellung schon stark entgegengearbeitet. Aber an die Möglichkeit so kurzer Präsentationszeiten hatte wohl niemand gedacht. In praktischer Hinsicht aber mußte diese Entdeckung Blaauw's auf unsere Methodik ein Licht werfen, in dem sie uns als durchaus rückständig erscheint. Gewiß wird niemand die zu heliotropischen Versuchen bestimmten Pflanzen einer Vorprüfung bei starken Intensitäten unterziehen. Aber auch wenn er schwaches diffuses Licht dazu verwendet, wie ich es ja früher selbst getan habe, und wenn er auch keine Vorinduktion begeht, kann das eine Gewähr dafür bieten, daß die Einwirkung des Lichtes spurlos vorübergegangen ist? Gewiß nicht! Und ich akzeptiere den Einwand Pringsheim's (15), daß ich bei der Untersuchung über das Hyperbelgesetz nicht völlig exakt vorgegangen bin. Freilich konnte ich damals eine so feine Empfindlichkeit nicht ahnen, um so mehr nicht, als der begangene Fehler nicht groß genug war, um die Erkenntnis der Beziehung zwischen Reizintensität und Reizdauer zu vereiteln. (Experimentelle Daten über den Einfluß schwacher diffuser Belichtung werden übrigens noch weiter unten mitgeteilt werden.)

Da also die Angaben Blaauw's für die Reizphysiologie theoretisch und methodologisch gleich interessant sind, so beschloß ich, erstens seine Angaben nachzuprüfen, zweitens zu untersuchen, ob sich seine Präsentationszeiten nicht noch so weit unterbieten lassen, daß der absolute Zeitschwellenwert erreicht wird, und drittens die Dauer der Präsentationszeit für das direkte Sonnenlicht und das diffuse Tageslicht zu ermitteln, deren Kenntnis ja nicht nur von reizphysiologischem, sondern auch von allgemein biologischem Interesse ist.

Damit ist der Plan dieser zweiten Mitteilung umrissen und es wird nur noch wichtig sein, vor der Besprechung der Untersuchung selbst einige kritische Bemerkungen hier einzuschalten.

Bemerkungen zur Arbeit von A. H. Blaauw.

Die Auffindung des Hyperbelgesetzes ließ mich bald an eine Nutzanwendung derselben denken.[1] Sobald einmal erkannt war, daß es durchaus einseitig und wertlos ist, einmal bestimmte Reizintensitäten, das andere Mal bestimmte Reizzeiten als reaktionsauslösend in Zahlenangaben anzuführen, sondern daß nur das Produkt aus beiden, die Menge der reizauslösenden Energie für den Induktionserfolg maßgebend ist, sobald dieses erkannt war, drängte sich sofort die Möglichkeit einer exakten, mathematisch formulierbaren Definition der Empfindlichkeit auf. Von zwei Organen wird man jenem die doppelte Empfindlichkeit zuschreiben, bei dem man mit der halben Energiemenge den gleichen minimalen Induktionserfolg erzielen kann. Also mag man ohne weiteres die Empfindlichkeit eines Organes durch den reziproken Energiewert ausdrücken, der in diesem Organ den minimalen Induktionserfolg hervorruft.[2] Bis jetzt hat man immer jenes Organ als das empfind-

[1] Interessant ist, daß Bloch die Hyperbelregel für eine neue Methode des Photometrierens verwerten wollte. Von zwei zu vergleichenden Lichtern wird untersucht, welche Zeit sie auf die Netzhaut wirken müssen, um eine Minimalempfindung auszulösen. Das reziproke Verhältnis dieser Zeiten muß dann das Intensitätsverhältnis des Lichtes angeben.

[2] Bei Bestimmung der geotropischen Empfindlichkeit kann man dieselbe freilich ohne weiteres durch den reziproken Wert der Präsentationszeit ausdrücken, da ja die Reizintensität immer und überall konstant ist.

lichere bezeichnet, das den tieferen Schwellenwert hat. Vom Standpunkte der obigen Erörterungen (siehe auch p. 1261) ist es klar, daß man damit ja auch nur einen Punkt der Präsentationszeitenkurve verwendet, aber gerade einen Punkt, bei dem die Gültigkeit des Hyperbelgesetzes erlischt. Daher ist es zweckmäßiger, jeden beliebigen anderen Punkt der Hyperbelkurve aufzusuchen, wofern er nur nicht einem der Schwellenwertpunkte zu nahe liegt. Würde man sich z. B. dahin einigen — und dies wäre sehr zweckmäßig — jenen Punkt der Hyperbelkurve aufzusuchen, dessen Ordinate = 1 ist, d. h. für eine Beleuchtungszeit von einer Sekunde jene nötige Lichtintensität zu suchen, die eben Heliotropismus induziert, so könnte man ohne weiteres — gleiche Lichtquellen vorausgesetzt — die Empfindlichkeit der Objekte durch den reziproken Wert eben dieser Lichtintensität ausdrücken.

Diese schon in der ersten Mitteilung gegebene Definition scheint mir theoretisch völlig einwandfrei zu sein. Wenn ich aus den für *Lepidium* gefundenen Zahlenwerten die Produkte aus Lichtintensität (ausgedrückt in Meter-Kerzen) und aus Präsentationszeit (ausgedrückt in Sekunden) bilde, so erhalte ich einen Durchschnittswert von etwas über 400 Meter-Kerzen-Sekunden. Für *Avena* beträgt der Durchschnittswert der Blaauw'schen Angaben ungefähr 20 M.-K.-S.[1] Man braucht also *Avena* nur den zwanzigsten Teil der für *Lepidium* erforderlichen Lichtmenge zuzuführen, um die phototropische Induktion noch eben zu bewerkstelligen. Nun sagt Blaauw auf p. 36 seiner Arbeit: »Hieraus schließe man aber nicht, daß *Avena* ungefähr 20 mal empfindlicher sei. Der absoluten Größe dieser Zahlen soll man nicht zu großen Wert beilegen.«

Entweder legt man der absoluten Größe dieser Zahlen Wert bei oder nicht. Ich entscheide mich unbedenklich für das erste und schreibe natürlich, entsprechend der Definition der Empfindlichkeit, *Lepidium*[2] die Empfindlichkeit $^1/_{400}$, *Avena*[2] aber die Empfindlichkeit $^1/_{20}$ zu. Die Empfindlichkeit von

---

[1] Von der chemischen Verschiedenheit der Lichtquellen ist hier abgesehen.

[2] Im Keimlingsstadium natürlich!

Avena übertrifft die von *Lepidium* faktisch um das zwanzigfache, welche Angabe doch sicherlich auch eines biologischen Interesses nicht entbehrt. Weshalb Blaauw die in der ersten Mitteilung gegebene Definition der Empfindlichkeit nicht akzeptiert, ist schwer verständlich, da er ja auf p. 53 seiner Untersuchung selbst annimmt, »daß die Empfindlichkeit in umgekehrtem Verhältnis zu der Energiequantität steht, welche nötig ist, um die Schwelle zu erreichen.« Diese Annahme Blaauw's bezieht sich allerdings nur auf die Empfindlichkeit einer und derselben Pflanze für verschiedene Lichtqualitäten. Aber weshalb soll man sie nicht für verschiedene Pflanzen treffen?

Nach allem Gesagten ist es klar, daß man die Definition der Empfindlichkeit, wie sie in der ersten Mitteilung gegeben wurde, ohne weiteres aufrecht erhalten kann. Sie verbürgt verläßliche und interessante Zahlenangaben. Um den Empfindlichkeitsunterschied zwischen *Avena* und *Lepidium* recht deutlich zu erkennen, betrachte man die folgende Figur. In dieser sind zwei (mathematische) Hyperbeln dargestellt, die eine für *Lepidium*, die andere für *Avena*. Da die Gleichung der gleichseitigen Hyperbel die Form hat:

$$xy = \text{const} = \frac{a^2}{2},$$

wo a die halbe Hyperbelachse bedeutet, so ist für *Lepidium* $\frac{a^2}{2} = 400$, für *Avena* $\frac{a^2}{2} = 40$. Daraus berechnet sich für *Lepidium* das a mit $28 \cdot 3$, für *Avena* das a mit $6 \cdot 3$, und die Halbachsen der beiden Hyperbeln verhalten sich hiermit fast wie 9 : 2. Nach dieser Berechnung sind die Kurven konstruiert, die hier natürlich nur schematisch gemeint sind.

Zieht man in irgendeinem Punkte, z. B. in A, die Ordinate, so sieht man förmlich, um wieviel länger man die Intensität $0A$ bei *Lepidium* als bei *Avena* wirken lassen muß und erkennt auch den Wert solcher graphischer Darstellungen.

Nunmehr ist noch ein zweiter Punkt in Blaauw's Arbeit zu erwähnen, dessen Besprechung sich hier gut anfügen läßt. Blaauw sagt auf p. 38 seines Buches: »Eine absolute Zeit-

oder Intensitätsschwelle ist nicht zu erwarten.« Nach diesem Satze müßte also die Kurve der Präsentationszeiten sich faktisch wie eine mathematische Hyperbel verhalten, sie würde nicht früher oder später in eine andere Kurve übergehen, sondern — abgesehen von kleinen Wellungen, die durch die physiologische Variabilität bedingt sind — sich ganz wie die mathematische Hyperbel den beiden Koordinatenachsen asym-

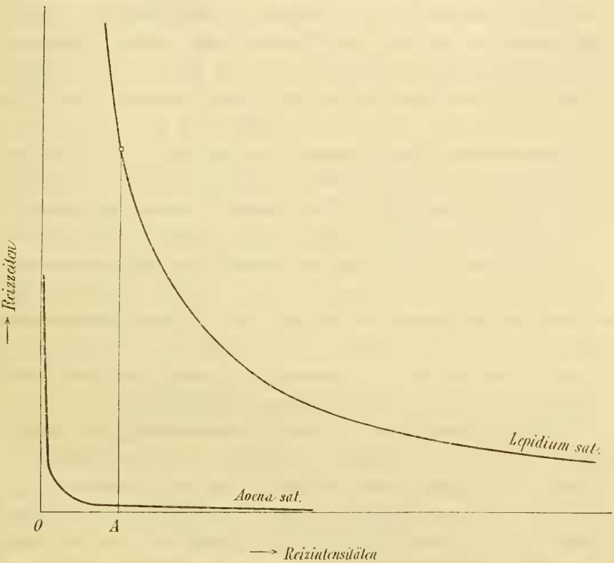


Fig. 1 (schematisch).

ptotisch nähern, um sie erst im Unendlichen zu tangieren. Ich habe schon in der ersten Mitteilung betont, daß ich das nicht für möglich halte, sondern daß die Gültigkeit des Hyperbelgesetzes bei der Erreichung des Zeit- und Intensitätsschwellenwertes erlischt. Was den Zeitschwellenwert anlangt, so ist freilich zu bemerken, daß bei den kurzen Präsentationszeiten Blaauw's und bei meinen noch kürzeren (siehe den experimentellen Teil dieser Arbeit) derselbe noch lange nicht erreicht

ist und man derzeit weder absehen kann, wo diese Schwelle liegt, noch auch einsehen kann, warum sie überhaupt (von pathologischen Fällen abgesehen) existieren muß. Es läßt sich ein Für und Wider vertreten — keines läßt sich zurzeit beweisen. Aber was den Intensitätsschwellenwert anlangt, so existiert dieser sicherlich und für seine Ursache hat ja Fitting durch den Hinweis auf das Relaxationsphänomen eine sehr plausible Erklärung gegeben. Wenn auch Blaauw einwendet, daß die Bestimmung des Intensitätsschwellenwertes deshalb fast unmöglich ist, weil der Versuch eine ganze Periode im Leben einer Pflanze überdauert und daher das Versuchsobjekt sich unter den Händen des Experimentators ändert, so beweist dies noch immer nichts gegen die Existenz dieses Schwellenwertes. Das Phänomen der Schwelle tritt ja bei den verschiedensten physiologischen Vorgängen auf, ist ja eine allgemein-physiologische Erscheinung. Gerade bei unserem Spezialfall, d. i. bei der Feststellung der Grenzen der Hyperbelgesetzgültigkeit, ist die Lage der Intensitätsschwelle untersucht worden und es ist insbesondere auf Charpentier zu verweisen, der höchstens die Reizzeit von $^1/_8$ Sekunde anwenden durfte, um noch die inverse Proportionalität zwischen Reizintensität und Reizzeit nachweisen zu können. Es seien seine diesbezüglichen Zahlenangaben hier wiedergegeben.

Charpentier gibt in seiner Untersuchung nur relative Intensitäten an, die er durch die Apertur einer Irisblende gegeben findet. Die doppelte Blendenöffnung läßt das vierfache Lichtquantum ins Auge gelangen. Daher braucht man die Zahlenwerte der Blendenöffnung nur zu quadrieren, um die Reizintensitäten zu erhalten. Dies vorausgeschickt, wird man folgende Zahlen verstehen:

Dauer des Lichtes	Blenden-öffnung	Quadrat (relative Intensität)
0·014 Sek.	6 *mm*	36
0·125 »	2·1 »	4·4
0·250 »	2 »	4

Diese Bestimmungen liegen schon an der Grenze der Gültigkeit des Hyperbelgesetzes. Für die zwei ersten Zahlen-

angaben ist der inversen Proportionalität noch Genüge getan. Denn das Verhältnis der Intensitäten ist 8·17, das reziproke Verhältnis der Zeiten = 9. Wenn aber die Reizzeit jetzt wächst, so nimmt die Intensität nicht mehr ab. Für $^1/_8$ Sekunde betrug die Blendenöffnung 2·1 *mm*, für die doppelte Zeit ($^1/_4$ Sekunde) ist sie noch immer die gleiche (2 *mm*)

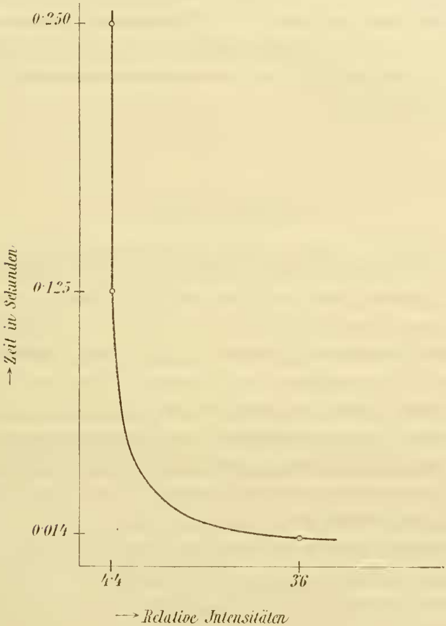


Fig. 2.

und für konstantes Licht bleibt sie ebenfalls die gleiche! Wenn aber das Licht konstant wirkt und wir doch nur zu einer minimalen Empfindung gelangen — ist damit nicht der Intensitätsschwellenwert erreicht?

Zur Veranschaulichung diene die vorstehende Kurve (Fig. 2), die aus den eben wiedergegebenen Werten Charpentier's konstruiert wurde.

Man sieht in Fig. 2 ganz deutlich, wie der senkrecht aufsteigende Hyperbelast schließlich in eine zur Ordinatenachse parallele Gerade übergeht. Ob der horizontal abfallende Ast dasselbe tut, darüber sind bei Charpentier keine Angaben beigebracht. Wie schon oben gesagt, läßt sich dies heute kaum entscheiden. Aber wer sich auf den vergleichend-physiologischen Standpunkt stellt, wird kaum zweifeln, daß bezüglich des Intensitätsschwellenwertes bei pflanzlichen Organismen dieselben Verhältnisse statthaben, die Charpentier für das Auge konstatiert hat, und daß ein Intensitätsschwellenwert natürlich ganz sicher existiert.

Zweiter Teil.

Versuche mit der Quarzglasquecksilberlampe.

Als Untersuchungsmaterial dienten Keimlinge von *Avena sativa*, deren Länge 0·5 bis 3 *cm* betrug. Nach 24stündigem Vorquellen wurden die Samen in Glasküvetten (Batteriegläser) von 10×7×4 *cm* piquiert und darauf auf feuchtem Sand unter einem großen Blechsturz großgezogen. 24 Stunden (ausnahmsweise auch 10 bis 18 Stunden)[1] vor dem Experimente wurden die Küvetten mit den Pflänzchen unter kleinere Stürze gebracht, wo sie, vor Lichtzutritt völlig geschützt, bis zum Beginne des Experimentes verblieben. Selbstverständlich wurden nur möglichst gleiche Samen piquiert und das Versuchsmaterial reagierte auch außerordentlich gleichmäßig. Individuelle Varianten waren fast nie konstatierbar. Dies mag nicht in letzter Linie darauf zurückzuführen zu sein, daß die Samen von einem Feld und von einer Ernte stammten. Herr Direktor F. Schreyvogl, Verwalter des Gutes Loosdorf, hatte die große Liebenswürdigkeit mir solches Material zur Verfügung zu stellen, wofür ich ihm auch hier herzlichen Dank sage.

Um möglichst kurze Präsentationszeiten erzielen zu können, dachte ich an die Verwendung einer Lichtquelle mit möglichst

[1] Einmal auch 4 Stunden.

vielen violetten und ultravioletten Strahlen — die ja nach den Angaben Wiesner's den stärksten heliotropischen Effekt hervorrufen sollen — und wählte die von Heraeus gebaute Quarzglasquecksilberlampe. Nun hat allerdings mittlerweile Blaauw gefunden, daß die blauen Strahlen am kräftigsten heliotropisch wirken, aber die Versuche mit der Quarzglasquecksilberlampe waren da schon im besten Gange. Abgesehen davon ist es jedoch ein großer Vorteil dieser Lampe, nach einiger Zeit des Einbrennens fast ganz konstant zu leuchten. Die Lampe war vollständig in einen lichtdichten, mit geschwärztem Asbest ausgelegten Holzkasten eingebaut. Dadurch wurde zu gleicher Zeit die von den ultravioletten Strahlen verursachte Ozonisierung der Zimmerluft hintangehalten, so daß in der Dunkelkammer kein Ozongeruch wahrnehmbar war. Der Kasten hatte an der Vorderseite eine Öffnung von 9×12 *cm*, durch die das Licht austreten konnte. An der Seitenwand war eine lichtdichte Tür angebracht, durch die der Arm in den Kasten gelangen konnte, um die Zündung der Lampe zu bewerkstelligen.

Expositionszeiten von einer und mehr Sekunden wurden durch Abheben eines Deckels von der Öffnung unter gleichzeitiger Benützung einer Stoppuhr bewerkstelligt. Für kürzere Belichtungen verwendete ich zwei Moment-Schlitzverschlüsse. Der eine hatte verstellbare Spaltbreite und gewährte 13 verschiedene Zeiten von $^1/_{15}$ bis $^1/_{800}$ Sekunden in entsprechenden Intervallen. Beim zweiten Verschluß war die Spaltbreite konstant (1 *mm*), was eine größere Exaktheit des Funktionierens garantiert. Bei der Federspannung 1 ergab er $^1/_{1200}$ Sekunde Belichtungszeit, bei der Spannung 12 aber $^1/_{2000}$ Sekunde. Diese Zahlen, die mir die Firma R. Lechner bei der Lieferung der Verschlüsse zur Verfügung stellte, ließ ich jedoch nachprüfen. Herr Prof. Dr. Franz Novak von der Wiener Graphischen Lehr- und Versuchsanstalt hatte die Güte, diese Nachprüfung mit Hilfe des Rheden'schen Apparates vorzunehmen und fand bei den Zeiten $^1/_{300}$, $^1/_{500}$, $^1/_{800}$, $^1/_{1200}$ und $^1/_{2000}$ Sekunden überhaupt keine meßbaren Differenzen, bei den längeren Zeiten nur unbedeutende Abweichungen. Für diese freundliche Hilfe danke ich Herrn Prof. Novak wärmstens.

Bevor die Pflänzchen belichtet wurden, kontrollierte ich immer, ob sie die entsprechende Größe hatten und schnitt alles Untaugliche mit der Schere aus. Diese Prozedur dauerte für eine Küvette nicht viel länger als 1 Minute. Ich verwendete dazu auf Rat des Herrn Privatdozenten Dr. Linsbauer folgende Vorrichtung. In ein zylindrisches Gefäß, das mit konzentrierter Kaliumbichromatlösung gefüllt war, tauchte eine fünfkerzige elektrische Glühlampe. Die Metallfassung derselben wurde natürlich isoliert und der Austritt des Lichtes nach oben durch eine Korkplatte verhindert, so daß nur Licht, das die Lösung passiert hatte, auf die Pflanzen treffen konnte. Zwei Vorversuche mit dieser sehr einfachen, billigen und leicht zu verfertigenden Lampe ergaben, daß bei einer Entfernung von 15 bis 40 *cm* nach $1^3/_4$ Stunden, beziehungsweise sogar nach mehr als 3 Stunden keine Reaktion zu konstatieren war. Wurde dann die Glühlampe aus der Flüssigkeit gehoben, so waren nach 2 Stunden schon starke Krümmungen zu beobachten. Es war also eine Induktion während der zirka 1 Minute währenden Belichtung der Versuchspflanzen durch die Lampe wohl ausgeschlossen, denn erst in einer Entfernung von 5 bis 10 *cm* traten bei konstanter Belichtung Krümmungen auf.

Um aber ganz sicher zu sein, daß keine Vorinduktion begangen wurde, habe ich bei fast allen Versuchsserien Kontrollküvetten zu blinden Versuchen verwendet. Mit den Kontrollpflanzen geschah all das, was auch mit den Versuchspflanzen vorgenommen wurde — bis auf die Exposition. Dies war auch aus anderen Gründen nötig. Die Schlitzverschlüsse erwiesen sich nämlich nicht als absolut lichtdicht, sondern ließen eine Spur diffusen Lichtes durch. Deshalb wurden die Kontrollpflanzen genau wie die anderen Pflanzen vor den Schlitzverschluß gestellt und völliger Sicherheit halber oft eine Minute davor stehen gelassen. Schließlich ließ ich die Kontrolle fast immer noch von unbeteiligten Personen vornehmen und es zeigte sich, daß die Kontrollpflanzen auch immer als ungekrümmt bezeichnet wurden. Bei dieser Gelegenheit sage ich allen Herren und Damen des Instituts, die mich in dieser Hinsicht unterstützten, den besten Dank.

Nach dem Versuche wurden die Pflanzen immer noch einige Tage in einem hellen Raume stehen gelassen, um konstatieren zu können, ob durch die Bestrahlung mit der Quarzglaslampe nicht etwa Schädigungen eingetreten waren. Dies war indessen bei den Induktionsversuchen nie der Fall. Erst bei konstanter Belichtung traten in 10 *cm* Entfernung vom Leuchtrohr Schädigungen der Pflanze auf, wie sie ja auch Figdor (8) beschrieben hat.

Ich übergehe die detaillierte Mitteilung aller jener Versuche, bei denen Expositionszeiten von weniger als $^1/_{1200}$ Sekunden positiven Erfolg hatten. In der Entfernung 75 *cm* vom Leuchtrohr, das ist bei einer chemischen Intensität von 0·3056[1] Bunsen-Roscoe'scher Einheiten fand ich jene Expositionszeiten zur Induktion ausreichend, die in der folgenden Tabelle verzeichnet sind (jede Querkolonne ist aus mehreren Versuchen zusammengestellt).

Tabelle 1.

Entfernung vom Leuchtrohr: 75 *cm*. Chemische Intensität: 0·3056. Temperatur: 18 bis 20° C.		
Expositionszeit	Ergebnis	Prozent der Gekrümmten
1 Sekunde ..	Von 12 Keimlingen sind 12 gekrümmt.	100%
$^1/_{15}$ » ..	» 19 » » 19 »	100
$^1/_{28}$ » ..	» 15 » » 15 »	100
$^1/_{50}$ » ..	» 27 » » 25 »	93
$^1/_{75}$ » ..	» 27 » » 23 »	85
$^1/_{125}$ » ..	» 33 » » 33 »	100
$^1/_{150}$ » ..	» 45 » » 30 »	67
$^1/_{200}$ » ..	» 35 » » 33 »	94
$^1/_{300}$ » ..	» 41 » » 40 »	98
$^1/_{500}$ » ..	» 97 » » 88 »	91
$^1/_{800}$ » ..	» 101 » » 70 »	66

[1] Diese Zahl ist der Durchschnitt von 10 Messungen, die ich gemeinsam mit Herrn Dr. V. Vouk vornahm. Erst bis die Lampe auf konstante Intensität eingebrannt war — dies dauerte etwa eine halbe Stunde — wurden die Messungen und die Experimente vorgenommen. Die Lampe brannte dann bei 3 Ampère Stromstärke und bei 135 bis 140 Volt Spannung.

Bei diesen Versuchen waren des öfteren Kontrollpflanzen mitverwendet, die also ebenfalls bei rotem Lichte der Vorprüfung und Äusjätung unterzogen wurden, die zudem immer länger vor den Schlitzverschluß gestellt wurden als die exponierten Pflanzen und von denen zur Zeit, wo die letzteren sich als gekrümmt erwiesen, von 89 alle als völlig gerade befunden wurden.

Aus der hohen Prozentzahl der gekrümmten Pflanzen erkennt man, wie sehr diese Beleuchtungszeiten noch gewirkt haben. Bei $^1/_{800}$ Sekunde waren allerdings die Krümmungen sehr schwach und die Grenze schien bald erreicht. Doch lag es, wie schon gesagt, nicht in meiner Absicht, die Präsentationszeit genau zu ermitteln und das Hyperbelgesetz noch einmal zu bestätigen, sondern ich trachtete die Existenz solcher kurzer Präsentationszeiten so sicher als möglich festzustellen.

Die bisherigen Resultate bestätigen also alles, was Blaauw mitgeteilt hat. Jetzt ging ich daran, noch kürzere Zeiten zu versuchen. Es wurde der Schlitzverschluß mit konstanter Spaltbreite verwendet, der die Geschwindigkeiten $^1/_{1200}$ und $^1/_{2000}$ Sekunden lieferte. Ich will von diesen Versuchen je zwei Experimente gesondert mitteilen, um damit zugleich einen genaueren Einblick in die Methodik zu gewähren, und dann wieder eine summarische Tabelle geben.

Versuch Nr. 11 vom 4. Mai 1909.

$^1/_{1200}$ Sekunde.

Temperatur: 20·5° C.

Lampe: 2·8 Ampère, 135 bis 140 Volt.

Entfernung vom Leuchtrohre: 25 *cm*.

Chemische Intensität in dieser Entfernung: 0·667 B.-R.-Einheiten.

Vorgeprüft und ausgejätet bei rotem Lichte von $2^h\,30^m$ bis $2^h\,45^m$.

Experimentiert von $3^h\,5^m$ bis $3^h\,15^m$.

Zahl der Küvetten: 8.

Nr.	Expositions-zeit	Schlitzbreite	Federspan-nung	Kontrolle: 5^h
1	$^1/_{1200}$ Sek.	1 *mm*	1	Von 9 Keimlingen sind 8 gut gekrümmt.
2	Blinder Versuch	—	—	Von 9 Keimlingen sind 9 gerade.
3	$^1/_{1200}$ Sek.	1 *mm*	1	Von 9 Keimlingen sind 9 sehr deutlich gekrümmt.
4	Blinder Versuch	—	—	Von 12 Keimlingen sind 12 gerade.
5	$^1/_{1200}$ Sek.	1 *mm*	1	Von 8 Keimlingen sind 8 deutlich gekrümmt.
6	Blinder Versuch	—	—	Von 8 Keimlingen sind 8 gerade.
7	$^1/_{1200}$ Sek.	1 *mm*	1	Von 6 Keimlingen sind 6 deutlich gekrümmt.
8	Blinder Versuch	—	—	Von 7 Keimlingen sind 7 gerade.

Versuch Nr. 12 vom 5. Mai 1909.

$^1/_{1200}$ Sekunde.

Temperatur: 16·5° C.

Lampe: 3 Ampère, 135 bis 140 Volt.

Entfernung vom Leuchtrohre: 25 *cm.*

Chemische Intensität in dieser Entfernung: 0·667 B.-R.-Einheiten.

Vorgeprüft und ausgejätet bei rotem Lichte von 12^h 35^m bis 12^h 47^m.

Experimentiert von 1^h 15^m bis 1^h 30^m.

Zahl der Küvetten: 8.

Nr.	Expositionszeit	Schlitzbreite	Federspannung	Kontrolle: $3^h\ 20^m$
1	$^1/_{1200}$ Sek.	1 *mm*	1	Von 10 Keimlingen sind 10 sehr deutlich gekrümmt.
2	Blinder Versuch	—	—	Von 8 Keimlingen sind 8 gerade.
3	$^1/_{1200}$ Sek.	1 *mm*	1	Von 10 Keimlingen sind 10 sehr deutlich gekrümmt.
4	Blinder Versuch	—	—	Von 8 Keimlingen sind 8 gerade.
5	$^1/_{1200}$ Sek.	1 *mm*	1	Von 12 Keimlingen sind 12 sehr deutlich gekrümmt.
6	Blinder Versuch	—	—	Von 8 Keimlingen sind 8 gerade.
7	$^1/_{1200}$ Sek.	1 *mm*	1	Von 9 Keimlingen sind 8 sehr deutlich gekrümmt.
8	Blinder Versuch	—	—	Von 9 Keimlingen sind 9 gerade.

Man beachte die fast verschwindende Variabilität, die um so mehr auffällt, als die Größe der Keimlinge sehr variierte. Ich will die Längenmessungen dieses Versuches hier wiedergeben. Die größte und kleinste Zahl ist durch fetten Druck hervorgehoben.[1]

1. 1, 2·7, 3, 1·8, 2, 0·9, 2·7, 1·4, 1·7, 1·5 *cm.*
2. 1·4, 1·6, 2·4, 1·8, 1·6, 1·4, 1·8, 1.
3. 1·6, 1·6, 3·5, 2·9, 2·4, 1·8, **3·7**, 1, 1·2, 2·3.
4. 1·6, 1·6, 1·1, 1·5, 1·5, 0·6, 2·8, 1·7, 1·3.
5. 2·3, 2·4, 2·2, 1·9, 2·2, 0·8, 1·1, 2·1, 1·6, 1·6, 3, 0·8.
6. 1·6, 2·7, 1·5, 1·7, 3·3, 1·3, 2·2, 2·3 *cm.*
7. 2·7, 1·4, 1·5, 2, 1·7, 2, 1·5, 2, 1·2.
8. 0·5, 3·1, **0·4**, 1·6, 1·5, 1·8, 1·3, 0·8, 1·5.

[1] Die Messungen wurden nach Abbruch des Versuches vorgenommen.

Versuch Nr. 15 vom 11. Mai 1909.

$^1/_{2000}$ Sekunde.

Temperatur: 15° C.

Lampe: 3 Ampère, 135 bis 140 Volt.

Entfernung vom Leuchtrohre: 25 *cm*.

Chemische Intensität in dieser Entfernung: 0·667 B.-R.-Einheiten.

Vorgeprüft und ausgejätet bei rotem Lichte von $9^h\,23^m$ bis $9^h\,32^m$.

Experimentiert von $10^h\,3^m$ bis $10^h\,15^m$.

Zahl der Küvetten: 8.

Nr.	Expositionszeit	Schlitzbreite	Federspannung	Kontrolle: 12^h
1	$^1/_{2000}$ Sek.	1 *mm*	12	Von 8 Keimlingen sind 8 deutlich gekrümmt.
2	Blinder Versuch	—	—	Von 10 Keimlingen sind 10 ganz gerade.
3	$^1/_{2000}$ Sek.	1 *mm*	12	Von 8 Keimlingen sind 8 deutlich gekrümmt.
4	Blinder Versuch	—	—	Von 9 Keimlingen sind 9 ganz gerade.
5	$^1/_{2000}$ Sek.	1 *mm*	12	Von 9 Keimlingen sind 9 deutlich gekrümmt.
6	Blinder Versuch	—	—	Von 9 Keimlingen sind 9 ganz gerade.
7	$^1/_{2000}$ Sek.	1 *mm*	12	Von 10 Keimlingen sind 10 deutlich gekrümmt.
8	Blinder Versuch	—	—	Von 9 Keimlingen sind 9 ganz gerade.

Um ein Bild von der Krümmungsintensität zu geben, wurden die Küvetten 6 und 7 photographiert. Man sieht in Fig. 3, wie starke Krümmungen bei diesen Experimenten noch ausgelöst wurden. Daher ist bei Anwendung dieser Zeit von einem absoluten Zeitschwellenwert noch nichts zu bemerken.

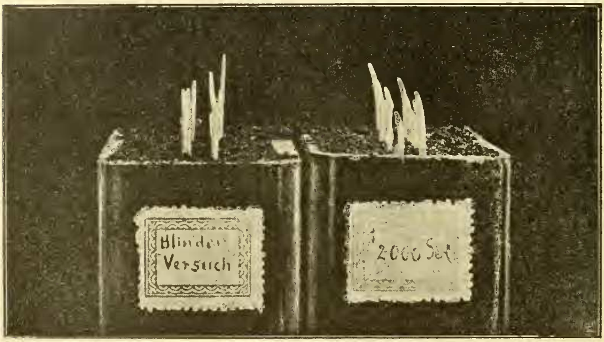


Fig. 3.

Exponiert in 25 *cm* von der Quarzglasquecksilberlampe, d. i. bei einer Intensität von 0·667 B.-R.-Einheiten. — Linke Küvette: Blinder Versuch. — Phot. Dr. A. Jenčič.

Versuch Nr. 16 vom 12. Mai 1909.

$^1/_{2000}$ Sekunde.

Temperatur: 15·5° C.

Lampe: 3 Ampère, 135 bis 140 Volt.

Entfernung vom Leuchtrohre: 25 *cm*.

Chemische Intensität in dieser Entfernung: 0·667 B.-R.-Einheiten.

Vorgeprüft und ausgejätet bei rotem Lichte von $8^h\ 15^m$ bis $8^h\ 23^m$.

Experimentiert von $8^h\ 47^m$ bis $8^h\ 58^m$.

Zahl der Küvetten: 8.

Nr.	Expositions-zeit	Schlitzbreite	Federspan-nung	Kontrolle: $10^h 50^m$
1	$^1/_{2000}$ Sek.	1 *mm*	12	Von 10 Keimlingen sind 10 stark gekrümmt.
2	Blinder Versuch	—	—	Von 7 Keimlingen sind 7 ganz gerade.
3	$^1/_{2000}$ Sek.	1 *mm*	12	Von 8 Keimlingen sind 8 stark gekrümmt.
4	Blinder Versuch	—	—	Von 9 Keimlingen sind 9 ganz gerade.
5	$^1/_{2000}$ Sek.	1 *mm*	12	Von 7 Keimlingen sind 7 sehr deutlich gekrümmt.
6	Blinder Versuch	—	—	Von 8 Keimlingen sind 8 ganz gerade.
7	$^1/_{2000}$ Sek.	1 *mm*	12	Von 9 Keimlingen sind 9 sehr deutlich gekrümmt.
8	Blinder Versuch	—	—	Von 7 Keimlingen sind 7 gerade.

Um zum Schlusse noch mit großen Zahlen Beweis zu führen, sei hier noch eine summarische Tabelle gegeben, in der alle Versuche, die mit den Zeiten $^1/_{1200}$ und $^1/_{2000}$ Sekunden ausgeführt wurden, zusammengestellt sind.

Tabelle 2.

Entfernung vom Leuchtrohre: 25 *cm*. Chemische Intensität: 0·667. Temperatur zirka 15° C.		
Expositions-zeit	Ergebnis	Prozent der Gekrümmten
$^1/_{1200}$ Sek.	Von 92 Keiml. haben 90 deutlich reagiert	98%
$^1/_{2000}$ »	» 129 » » 125 » »	97
Blinde Vers.	» 216 » waren 216 ganz gerade	100

Diese Zahlen schlagen wohl jeden Zweifel an der Präzision und Richtigkeit der Experimente tot. Im ganzen haben also bei $^1/_{1200}$ und $^1/_{2000}$ Sekunden Expositionszeit von 221 Versuchspflanzen 215 deutliche Reaktion gezeigt (siehe die Photographie Fig. 3) und 214 Kontrollpflanzen erwiesen sich als völlig ungekrümmt.

Aus so manchen aus früherer Zeit stammenden Versuchen über Heliotropismus läßt sich ebenfalls eine so außerordentlich feine Empfindlichkeit erkennen, wie sie von Blaauw und mir gefunden wurde. Ich verweise nur auf die Schwellenwertbestimmungen Wiesner's (23), in welchen Bruchteile von Milliontel Bunsen-Roscoe'scher Lichteinheiten noch Heliotropismus hervorriefen, ferner auf den bekannten Photometerversuch Wiesner's (20) und endlich auf des gleichen Forschers Experimente über Heliotropismus im diffusen Tageslichte (22). (Siehe auch p. 1286/1287). Schließlich sei hier noch eine Literaturangabe eingeschaltet, die der tierischen Physiologie entnommen wurde und die zeigt, daß sehr komplizierte Prozesse durch kurze Belichtungen ausgelöst werden können. Goldfarb (1906) fand Licht unbedingt nötig zur Polypenentwicklung bei *Eudendrium* und stellte fest, daß $^1/_{12}$ Minute Expositionszeit genügte, um die Polypenentwicklung zu induzieren. Zitiert nach Przibram, Experimentalzoologie, II. Regeneration.

Ich habe nun noch zu ermitteln gesucht, wo denn die zur Zeit $^1/_{2000}$ Sekunde gehörige Intensitätsgrenze gelegen ist. Zu diesem Zwecke wurde eine Anzahl von Küvetten in schräger Linie vor den Schlitzverschluß gestellt und die Pflanzen $^1/_{2000}$ Sekunde exponiert. Es zeigte sich, daß die Reaktion bis zirka 70 *cm* vom Leuchtrohr eintrat.

Man beachte nun noch folgendes. Die während der Zeit von $^1/_{2000}$ Sekunde in die Pflanze eingestrahlte Energiemenge muß dazu verwendet werden, um Perzeption und Reizleitung und Reaktion auszulösen. Sie ist demnach ihrer Größe nach nicht vergleichbar mit der Energiemenge, die beim Menschen eine Gesichtsempfindung auslöst. Die erste durch das Licht ausgelöste Veränderung, die Perzeption, wird natürlich viel weniger Energie erfordern und wahrscheinlich in Bruchteilen

von Tausendstel von Sekunden erfolgen. Zurzeit ist es gleichgültig, um welchen Betrag man Präsentationszeit und Perzeptionszeit noch wird verringern können. Denn prinzipiell Neues können solche Zahlen nicht bringen. Ich erblicke deshalb auch das Schwergewicht der bis jetzt mitgeteilten Versuche nicht etwa darin, daß ich die kürzeste Blaauw'sche Präsentationszeit noch um die Hälfte unterboten habe, sondern darin, daß der Induktionserfolg so kurzer Reizzeiten als völlig sicherstehend erwiesen wurde, wobei zudem noch die absolute Zeitschwelle, wenn es eine solche im normalen physiologischen Verhalten überhaupt gibt, noch lange nicht erreicht war!

Nunmehr war es von großem Interesse, zu erfahren, ob denn auch bei den natürlichen Bedingungen der direkten Sonnenbelichtung so kurze Induktionszeiten heliotropischen Effekt hervorzurufen imstande sind.

Versuche mit dem direkten Sonnenlichte.

Zur Methodik ist hier einiges nachzutragen. Diese Versuche wurden in der photographischen Dunkelkammer des pflanzenphysiologischen Institutes ausgeführt. Die Dunkelkammer hat ein lichtdicht verschließbares Fenster von den geringen Dimensionen 110×120 *cm*. Dieses Fenster führt in einen geräumigen Lichthof. In 1 *m* Entfernung vom Fenster wurde jener Holzkasten samt Schlitzverschluß gestellt, in dem sich früher die Quarzglaslampe befunden hatte. Eine Hilfsperson begab sich auf das gegenüberliegende Dach und reflektierte die Sonne mit Hilfe eines blank geputzten Spiegels direkt auf den Schlitzverschluß. Hatte der Spiegel die richtige Stellung erhalten, so wurde das Fenster geschlossen und völlig im Dunkeln wurden die bereits bei rotem Lichte vorgeprüften Pflanzen in den Holzkasten dicht vor den Schlitzverschluß gestellt. Nun wurde das Fenster mit einem Griffe geöffnet, die Feder des gespannten Schlitzverschlusses abgedrückt und das Fenster sofort wieder geschlossen. Die Pflanzen wurden dunkelgestellt und das gleiche Spiel wiederholte sich bei jeder Küvette.

Ich will wieder das Protokoll zweier Versuche mit $^1/_{2000}$ Sekunde Expositionszeit getrennt mitteilen und dann die sum-

marische Tabelle geben. In diese sind dann auch Versuche mit $^1/_{1200}$ Sekunde miteinbezogen. Auch hier wurde wieder auf die Verwendung von Kontrollpflanzen besonderes Augenmerk gerichtet.

Versuch Nr. 42 vom 18. Juni 1909.

$^1/_{2000}$ Sekunde.

Halbbewölkter Himmel. Doch tritt die Sonne immer auf längere Zeit durch.

Vorgeprüft und ausgejätet bei rotem Lichte von $10^h\ 35^m$ bis $10^h\ 42^m$.

Experimentiert von $10^h\ 50^m$ bis $11^h\ 10^m$.

Intensität des direkten Sonnenlichtes:[1] 0·038 B.-R.-Einheiten.

Zahl der Küvetten: 8.

Nr.	Expositions-zeit	Schlitzbreite	Federspan-nung	Kontrolle: $1^h\ 15^m$
1	$^1/_{2000}$ Sek.	1 *mm*	12	Von 7 Keimlingen sind 6 stark gekrümmt.
2	»	1 *mm*	12	Von 7 Keimlingen sind 7 deutlich gekrümmt.
3	»	1 *mm*	12	Von 8 Keimlingen sind 8 stark gekrümmt.
4	Blinder Versuch	—	—	Von 8 Keimlingen sind 8 ganz gerade.
5	$^1/_{2000}$ Sek.	1 *mm*	12	Von 9 Keimlingen sind 8 deutlich gekrümmt.
6	»	1 *mm*	12	Von 9 Keimlingen sind 6 große stark und 3 kleine schwach gekrümmt.
7	»	1 *mm*	12	Von 9 Keimlingen sind 9 stark gekrümmt.
8	Blinder Versuch	—	—	Von 7 Keimlingen sind 7 ganz gerade.

[1] Mit dem Wiesner'schen Papier gemessen. Die Intensität war im Vergleich zu der bei anderen Versuchen sehr gering.

Die Küvetten 3 und 4 wurden um $1^h\ 35^m$ photographiert (siehe Fig. 4). Man beachte die starke Reaktion, die das direkte Sonnenlicht selbst bei so minimalen Reizzeiten noch auslöst.[1]



Fig. 4.

Rechte Küvette $^1/_{2000}$ Sekunde dem direkten Sonnenlicht exponiert. Linke Küvette blinder Versuch. — Phot. Dr. A. Jenčič.

Versuch Nr. 43 vom 19. Juni 1909.

$^1/_{2000}$ Sekunde.

Halb verschleierter Himmel, aber starke Sonne.
Vorgeprüft und ausgejätet bei rotem Lichte von $9^h\ 55^m$ bis $10^h\ 3^m$.
Experimentiert von $10^h\ 10^m$ bis $10^h\ 25^m$.
Intensität des direkten Sonnenlichtes: 0·182 B.-R.-Einheiten.
Zahl der Küvetten: 8.

---

[1] Man wird bemerken, daß auf dieser Photographie je ein Keimling weniger ist, als im Protokoll dieses Versuches verzeichnet steht. Die zwei Pflänzchen wurden ausgeschnitten, um ein klareres Bild zu erhalten.

Nr.	Expositions-zeit	Schlitzbreite	Federspannung	Kontrolle: 12h
1	1/2000 Sek.	1 *mm*	12	Von 8 Keimlingen sind 7 stark gekrümmt.
2	»	1 *mm*	12	Von 9 Keimlingen sind 8 stark gekrümmt.
3	»	1 *mm*	12	Von 8 Keimlingen sind 8 stark gekrümmt.
4[1]	»	1 *mm*	12	Von 8 Keimlingen sind 8 ganz gerade.
5	»	1 *mm*	12	Von 10 Keimlingen sind 10 stark gekrümmt.
6	»	1 *mm*	12	Von 7 Keimlingen sind 6 stark gekrümmt.
7	»	1 *mm*	12	Von 8 Keimlingen sind 7 stark gekrümmt.
8	Blinder Versuch	—	—	Von 10 Keimlingen sind 10 ganz gerade.

Nun noch die summarische Tabelle. Die in dieser Tabelle zusammengestellten Versuche sind, wie es in der Natur der Sache liegt, bei verschiedenen Sonnenintensitäten angestellt. Doch handelt es sich auch hier wieder nicht um die präzisesten Zahlenangaben, sondern das Faktum überhaupt ist für uns nur von Interesse.

Tabelle 3.

Direktes Sonnenlicht		
Expositions-zeit	Ergebnis	Prozent der Gekrümmten
1/1200 Sek.	Von 64 Keiml. haben 51 deutlich reagiert	80%
1/2000 »	» 208 » » 194 » »	93
Blinde Vers.	» 68 » waren 68 völlig gerade	100

[1] Die Pflänzchen der Küvette 4 wurden nicht der Sonne exponiert, sondern dem diffusen Hoflichte. Nur die rechte Hofwand, die von der Sonne beleuchtet war, konnte etwas Sonnenlicht in die Kastenöffnung reflektieren. Man sieht aber aus dem Protokoll, daß diese Exposition von keinem Induktionserfolg begleitet war.

Da die erhaltenen Krümmungen, wie die Photographie Fig. 4 es zeigt, sehr kräftig sind, der Prozentsatz der gekrümmten Pflanzen ein außerordentlich hoher ist und zudem eine beträchtliche Anzahl von Kontrollversuchen angestellt wurden, so wird sicher niemand daran zweifeln, daß faktisch das Sonnenlicht während so kurzer Einwirkungszeit diese Wirkungen hervorgerufen hat und nicht etwa eine andere Induktion daran schuldtragend ist. (Siehe diesbezüglich Vers. 43, Küvette Nr. 4.)

Wüßte man, daß auch für ältere Stadien der Pflanzen das gleiche gilt, wüßte man, ob z. B. zur Herbeiführung der fixen Lichtlage auch so kurze Reizanlässe genügen, so könnte man den allgemeinen Ausspruch wagen, daß jeder Sonnenstrahl, der durch die Wolken fährt, auf der weiten Flur seine Spuren zurückläßt.

Versuche mit dem diffusen Tageslichte.

Es wird nötig sein, bei diesen Versuchen einige Details der Methodik noch nachzutragen. Was die Lichtintensität anlangt, so wurde diese natürlich des öfteren nach der Wiesner'schen Methode gemessen; man findet die Resultate der Messung auch bei jedem der hier mitgeteilten Versuche angegeben.

Die Experimente mit dem diffusen Tageslichte wurden fast immer bei völlig bewölktem Himmel ebenfalls in der photographischen Dunkelkammer und mit der gleichen Apparatur ausgeführt, die im vorigen Abschnitte beschrieben ist. Nun stelle man sich den Lichthof mäßig hell beleuchtet vor. Durch das klein dimensionierte Fenster der Dunkelkammer tritt natürlich nur ein Bruchteil des Lichtes ein. 1 *m* vom Fenster entfernt steht erst der Kasten, dessen vordere Öffnung, auf die der Schlitzverschluß aufgesetzt ist, nur 9×12 *cm* groß ist. Von dieser Öffnung aus konnte man nur ein kleines Himmelstück erblicken. Der weitaus größte Teil des Lichtes war von den Hofwänden diffus reflektiert und diesem Lichte wurden die Pflanzen ausgesetzt. Das diffuse Licht, das also die Keimlinge traf, wird man daher als ein sehr schwaches bezeichnen müssen. Ein solcher Versuch sei nun wiedergegeben.

Versuch Nr. 35 vom 4. Juni 1909.

Diffuses Licht. Der Vierer-Ton wird in zirka 10 Minuten erreicht, was einer Intensität von etwa 0·0067 B.-R.-Einheiten entspricht. Die rechte Hofseite ist von der Sonne beschienen, doch ist von der Kastenöffnung aus nur ein kleines Stück derselben zu sehen. Himmel dunstig, aber ohne Wolken. Direktes Sonnenlicht gelangte nicht auf die Pflanzen.

Vorgeprüft und ausgejätet bei rotem Lichte von $10^h\,35^m$ bis $10^h\,45^m$.
Experimentiert von $10^h\,45^m$ bis $11^h\,3^m$.
Zahl der Küvetten: 7.
Durchschnittslänge der Keimlinge 1·5 *cm*.

Nr.	Expositionszeit	Schlitzbreite	Federspannung	Kontrolle: $12^h\,40^m$
1	1/15 Sek.	8 *cm*	1	Von 10 Keimlingen sind 10 sehr deutlich gekrümmt.
2	1/22 Sek.	8 *cm*	12	Von 10 Keimlingen sind 10 sehr deutlich gekrümmt.
3	Blinder Versuch	—	—	Von 8 Keimlingen sind 8 ganz gerade.
4	1/15 Sek.	8 *cm*	1	Von 8 Keimlingen sind 7 sehr deutlich und 1 Keimling schwach gekrümmt.
5	1/22 Sek.	8 *cm*	12	Von 10 Keimlingen sind 10 sehr deutlich gekrümmt.
6	1/40 Sek.	4 *cm*	1	Von 9 Keimlingen sind 5 ganz schwach gekrümmt.
7	Blinder Versuch	—	—	Von 9 Keimlingen sind 9 ganz gerade.

Dieser Versuch sei als Paradigma für mehrere andere mitgeteilt, die natürlich bei immer wieder anderen Intensitäten durchgeführt wurden. Da das diffuse Licht von den verschiedensten Intensitäten sein kann, so hat es weiter nicht viel Interesse, hier kürzeste Induktionszeiten zu suchen. Aber das in der Tabelle zutage tretende Resultat, daß $^1/_{40}$ Sekunden Belichtung bei schwachem diffusen Lichte noch Reaktionen zeitigt, ist von der größten Wichtigkeit für die Methodik reizphysiologischer Untersuchungen. Es dürfte kaum je eine Untersuchung angestellt worden sein, bei der z. B. Vorbelichtungen von so kurzer Dauer vermieden worden sind. Und doch sind so kurze Belichtungen schon von bedeutendem Einfluß, wie noch aus den im folgenden Abschnitte wiedergegebenen Tabellen immer wieder klar zum Ausdruck kommt. In diesem folgenden Abschnitt soll nun aber auch erklärt werden, wieso dieser große Einfluß ganz kurzer Belichtungen im diffusen Licht bis jetzt immer wieder übersehen werden konnte.

Die Erscheinung der Überbelichtung.

Unter diesem Namen seien alle Phänomene verstanden, die auftreten, wenn man die Reizung über die Präsentationszeit hinaus fortsetzt. Diese Erscheinungen sind in theoretischer und methodologischer Hinsicht interessant genug. Um ihre Seltsamkeit ins rechte Licht zu rücken, muß ich hier auf den allerersten Versuch zurückgehen, den ich bei der Untersuchung der heliotropischen Präsentationszeit überhaupt unternommen habe.

Der Versuch datiert vom 22. Jänner 1908 und war zum Zwecke einer beiläufigen Orientierung über die Größe der heliotropischen Präsentationszeit bei verschiedenen Lichtstärken angestellt worden. In fünf verschiedenen Entfernungen von der Lichtquelle, von denen jede doppelt so groß war als die vorhergehende, d. i. bei 5 verschiedenen Lichtintensitäten, von denen jede 4 mal so groß war als die vorhergehende, wurde je 5, 10 und 15 Minuten induziert. Der Versuch wurde mit Keimlingen von *Lepidium sativum* angestellt und das Ergebnis war folgendes:

Entfernung vom Lichte	Intensität	Induktionszeit		
		5 Minuten	10 Minuten	15 Minuten
15·9 *cm*	211·891 N.K.	Kein Heliotropismus	Kein Heliotropismus	Kein Heliotropismus
31·9	52·972	Kein Heliotropismus	Kein Heliotropismus	Heliotropismus sehr zweifelhaft
63·8	13·244	Kein Heliotropismus	Kein Heliotropismus	Heliotropismus zweifelhaft
127·5	3·311	Von 4 Keimlingen sind 4 schwach gekrümmt	Von 7 Keimlingen sind 5 gekrümmt	Von 5 Keimlingen sind 4 gekrümmt
255	0·828	Von 5 Keimlingen sind 3 schwach gekrümmt	Von 4 Keimlingen sind 4 gekrümmt	Von 6 Keimlingen sind 6 gekrümmt

Das Ergebnis dieses ersten Versuches kam natürlich völlig unerwartet. Ein Licht von der Intensität 0·8 N. K. hatte bei 5 Minuten dauernden Einwirkung bereits den Beginn einer Induktion hervorgerufen und ein 256 mal stärkeres Licht sollte in der dreifachen Wirkungszeit gar keinen Effekt erzielen? Man konnte doch nicht annehmen, daß bei stärkerem Reiz die Präsentationszeit zunimmt, wenn nicht anders der ganze Begriff der Präsentationszeit ein Nonsens sein soll.

Erst später kam ich auf die Vermutung, daß ein Fehler taktisch-experimenteller Natur dieses unverständliche Resultat gezeitigt haben könnte. Es war ja denkbar, daß die bei 211 Kerzenstärken angewendeten Induktionszeiten schon zu groß waren und daß die Belichtung über die Präsentationszeit hinaus den Effekt nur zu schwächen imstande war. Diese Vermutung hat sich denn auch als richtig erwiesen. Bei 211·891 N.K. war die Präsentationszeit nur 2 Sekunden und es war das interessante Faktum aufgefunden, daß die Überbelich-

tung den heliotropischen Effekt nicht verstärkt, sondern schwächt.

Zum guten Teil ist diese Erscheinung schon aus der Kurve herauszulesen, die Wiesner für die Abhängigkeit des heliotropischen Effektes von der Lichtintensität feststellte. Der Umstand, daß jenseits vom Optimalpunkt dieser Kurve bei steigenden Intensitäten der Effekt schwächer wird, ist ja gar nicht anders zu deuten (siehe diesbezüglich die erste Mitteilung, Einleitung).

Damit war aber auch klar, daß es für ein und dieselbe Intensität eigentlich zwei Präsentationszeiten geben müsse. Im obigen Falle induziert ein Licht von 211 N. K. in 2 Sekunden Heliotropismus. Nimmt man nun Induktionszeiten, die die Präsentationszeit von 2 Sekunden um immer mehr übersteigen, so wird der Effekt immer mehr geschwächt werden. Da aber bei konstanter Belichtung schließlich doch eine starke Reaktion eintritt, so ist klar, daß es für diese Reaktion doch auch eine Präsentationszeit geben muß.

Die ganze Frage der Überbelichtung hat aber mittlerweile Blaauw ausführlich untersucht und es sei hier auf das dritte Kapitel seiner Arbeit verwiesen. Seine Resultate entsprechen allen Erwartungen.

Mir bleibt hier nur übrig, einige Versuche mitzuteilen, die im diffusen Tageslichte ausgeführt wurden und sich auf den Einfluß der Überbelichtung beziehen. Dabei wird man Gelegenheit haben, auch aus diesen Protokollen den Einfluß kurzer Expositionen im diffusen Tageslichte zu erkennen und wird zu den ja nur wenigen im vorigen Abschnitte mitgeteilten Zahlen hier weitere bestätigende finden.

Versuch Nr. 31 vom 29. Mai 1909.

Diffuses Licht. Völlig bedeckter Himmel. Der Vierer-Ton wird erreicht in zirka 10 Minuten, die Intensität ist also zirka 0·0067 B.-R.-Einheiten.

Vorgeprüft und ausgejätet im roten Lichte von $8^h\,30^m$ bis $8^h\,45^m$.

Experimentiert von $8^h\,45^m$ bis $9^h\,5^m$.

Zahl der Küvetten: 7.

Nr.	Expositions-zeit	Schlitzbreite	Federspan-nung	Kontrolle: $10^{h}\,45^{m}$
1	$^{1}/_{125}$ Sek.	1 *cm*	1	Von 8 Keimlingen sind 8 gerade, oder aber sehr?
2	$^{1}/_{150}$ Sek.	1 *cm*	12	Von 8 Keimlingen sind 8 gerade, oder aber sehr?
3	Blinder Versuch	—	—	Von 5 Keimlingen sind 5 gerade.
4	1 Sek.	—	—	Von 9 Keimlingen sind 9 stark gekrümmt.
5	3 Min.	—	—	Von 10 Keimlingen sind 10 gerade, oder 9 gerade, 1?
6	Blinder Versuch	—	—	Von 8 Keimlingen sind 8 gerade.
7	1 Sek.	—	—	Von 8 Keimlingen sind 8 stark gekrümmt.

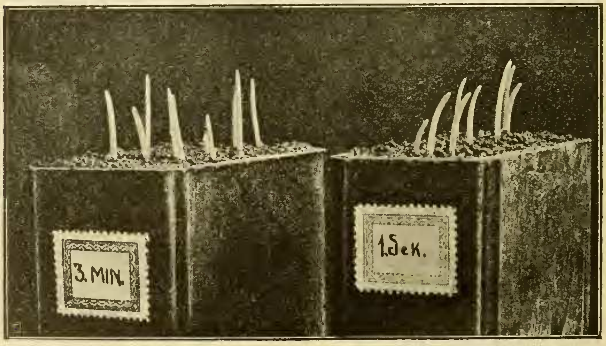


Fig. 5.

Im diffusen Tageslicht exponiert. Rechte Küvette 1 Sek., linke Küvette 3 Min. Rechts heliotropischer Effekt, links nicht. Die zwei vordersten Keimlinge der linken Küvette sind nicht in der Lichtrichtung, sondern senkrecht darauf nutiert. — Phot. Dr. A. Jenčič.

Die Küvetten 5 und 7 wurden um 11^h photographiert (siehe die vorstehende Fig. 5).

In einem anderen Versuche wurden die Induktionszeiten langsam abgestuft, wie es das folgende Versuchsprotokoll zeigt.

Versuch Nr. 39 vom 14. Juni 1909.

Völlig bedeckter Himmel. Sehr schwaches diffuses Licht. In einer halben Stunde war der Ton 2·73 noch nicht erreicht.

Intensität unter 0·00152 B.-R.-Einheiten.
Vorbelichtet und ausgejätet im roten Lichte von $10^h\ 50^m$ bis 11^h.
Experimentiert von $11^h\ 4^m$ bis $11^h\ 20^m$.
Zahl der Küvetten: 8.

Nr.	Expositionszeit	Kontrolle: $12^h\ 45^m$
1	3 Minuten	Von 5 Keimlingen sind 5 gerade.
2	1 Minute	» 7 » » 7 »
3	50 Sekunden	» 6 » » 6 »
4	40 »	» 6 » » 6 »
5	30 »	» 7 » » 7 »
6	20 »	» 4 » ist 1 Keimling gekrümmt.
7	10 »	» 8 » sind 6 schwach »
8	1 Sekunde	» 5 » » 5 deutlich »

Aus den beiden mitgeteilten Versuchen geht hervor, daß wohl 1 Sekunde Belichtung starken Effekt auslöste, daß aber Belichtung während weiterer 179 Sekunden keinen Effekt hervorruft. Es konnte nun wohl noch ein Zweifel darüber auftauchen, ob nicht die dreiminutige Expositionszeit die Reaktion nur etwas verzögert, aber nicht völlig ausschaltet. Deshalb wurde bei einem Versuche die Kontrolle durch 9 Stunden in Intervallen von zirka 2 Stunden vorgenommen.

Versuch Nr. 41 vom 17. Juni 1909.

Diffuses Licht. Ganz bewölkter Himmel.

Intensität unter 0·00152 B.-R.-Einheiten.

Vorgeprüft und ausgejätet im roten Lichte von $10^h\ 5^m$ bis $10^h\ 18^m$.

Experimentiert von $10^h\ 20^m$ bis $10^h\ 45^m$.

Zahl der Küvetten: 8.

	$11^h\ 45^m$	$12^h\ 15^m$	$1^h\ 15^m$	$2^h\ 45^m$	$5^h\ 45^m$	Endkontrolle: $7^h\ 30^m$
$^1/_{15}$ Sek.	Kr.	starke Kr.	starke Kr.	Wie um $1^h\ 15^m$	Wie um $1^h\ 15^m$	Von 7 Keimlingen sind 7 gut gekrümmt.
1 Sek.	Kr.	starke Kr.	sehr starke Kr.			Von 10 Keimlingen sind 9 sehr stark gekrümmt.
1 Sek.	Kr.	starke Kr.	sehr starke Kr.			Von 7 Keimlingen sind 7 sehr stark gekrümmt.
1 Sek.	Kr.	starke Kr.	sehr starke Kr.			Von 8 Keimlingen sind 8 sehr stark gekrümmt.
Blinder Versuch	—	—	—			Von 11 Keimlingen sind 11 ganz gerade.
1 Sek.	Kr.	starke Kr.	sehr starke Kr.			Von 10 Keimlingen sind 10 stark gekrümmt.
3 Min.	—	—	—			Von 8 Keimlingen sind 8 ganz gerade.
1 Sek.	Kr.	starke Kr.	sehr starke Kr.			Von 9 Keimlingen sind 8 stark gekrümmt.

Es ist also nach diesem Versuche bei 3 Minuten überhaupt keine Reaktion eingetreten. Nimmt man aber noch längere Induktionszeiten, so tritt der Erfolg wieder ein! Dies zeigt der folgende Versuch.

Versuch Nr. 44 vom 21. Juni 1909.

Völlig bedeckter Himmel. Hier wurde die Intensität nicht ermittelt.

Vorgeprüft und ausgejätet bei rotem Lichte von $9^h\,35^m$ bis $9^h\,42^m$.
Experimentiert von $9^h\,45^m$ bis $10^h\,5^m$.
Zahl der Küvetten: 4.

Nr.	Expositons-zeit	Kontrolle: 12^h				
1	1 Sekunde	Von 5	Keimlingen	sind	5	stark gekrümmt.
2	3 Minuten	» 4	»	»	4	gerade.
3	15 »	» 6	»	»	5	gut gekrümmt.
4	1 Sekunde	» 4	»	»	4	stark gekrümmt.

Das Resumé all dieser Versuche ergibt also, daß sehr kurze Beleuchtungszeiten starken heliotropischen Effekt nach sich ziehen, Belichtung über die Präsentationszeit hinaus auf den heliotropischen Effekt schwächend wirkt, ihn sogar ganz ausschalten kann und daß erst eine weiter gesteigerte Induktionszeit wieder Heliotropismus bewirken kann. Aus diesen Verhältnissen (die ja auch Blaauw gefunden hat) erklärt es sich, wieso bis jetzt die starken Wirkungen kurzer Belichtung mit schwachem diffusen Licht nie bemerkt worden sind und wieso bis jetzt die Präsentationszeiten immer so hoch angegeben wurden.[1] Die Vorprüfung der Pflanzen dürfte ja in der Regel mehrere Minuten dauern. Der vorsichtige Experimentator, der sich Gewißheit darüber geben will, ob während dieser Vorprüfung keine Induktion stattgefunden hat, findet in einem zu diesem Behufe angestellten Experiment keine Krümmung und schließt aus dem Mangel einer sichtbaren Reaktion

[1] Siehe diesbezüglich speziell Blaauw, l. c., p. 38.

auf den ungereizten Zustand der Pflanze. In Wahrheit ist aber hier die Pflanze schon so stark überbelichtet, daß keine Reaktion eintritt. Trotzdem hat aber das Licht schon zweifellos große Veränderungen hervorgerufen. Will nun der Beobachter, der diese Erscheinung ja nicht kennt, die »Präsentationszeit« bestimmen, so muß er sehr stark überbelichten und erhält dann auch faktisch eine Präsentationszeit, die aber identisch mit unserer »zweiten Präsentationszeit« ist. Dadurch erhält er natürlich viel zu große Werte. Es wäre eine dankenswerte Aufgabe, diese zweiten Präsentationszeiten genau zu untersuchen, nachzusehen, in welchem Verhältnisse sie zu den ersten Präsentationszeiten stehen und zu prüfen, durch welche Gesetzmäßigkeit sie verbunden sind.

Jetzt wird es Zeit sein, den Ring zu schließen und zu zeigen, wie die Ergebnisse dieser zweiten Mitteilung die Voraussetzungen der ersten bestätigen. Aus der Gestalt der Wiesnerschen Reaktionszeitenkurve hatte ich geschlossen, daß das Licht bei längerer Einwirkung nicht nur spezifisch heliotropische Tendenzen auslöst, sondern auch solche, die dem heliotropischen Effekt gerade entgegenarbeiten. Und um diese beiden Vorgänge zu separieren, hatte ich die Methode der Reizinduktion gewählt, in der Hoffnung, daß während der Präsentationszeit, die ja wesentlich kürzer währt als die Reaktionszeit, alle jene Faktoren, die wir in ihrer Gesamtheit als Gegenreaktion bezeichnen, noch nicht ausgelöst werden, so daß die primäre Erregung viel unverhüllter sich äußern kann. Die Versuche, die sich mit der Überbelichtung beschäftigten, hatten alle Erwartungen bestätigt (siehe besonders Blaauw, III. Kap.), denn es zeigte sich wirklich, daß Belichtung über die Präsentationszeit hinaus faktisch eine Schwächung des heliotropischen Effektes bewirkt. Damit hat die Methode der Reizinduktion als Analysator tropistischer Reizvorgänge im nachhinein ihre theoretische Rechtfertigung erhalten.

Noch eine kleine Beobachtung sei hier kurz angefügt. Das Fenster der photographischen Dunkelkammer, durch welches das diffuse Licht eingelassen wurde, befand sich in der linken Ecke des Lichthofes. Selbst bei kurzen Induktionszeiten —

besonders bei 1 Sekunde — zeigte sich ganz deutlich, daß die Pflanzen nicht senkrecht zur Ebene des Fensters gekrümmt waren, sondern deutlich nach der rechten Hofecke hin orientiert waren. Dies erscheint auch begreiflich, da ja in der Richtung der Hofdiagonale das stärkste diffuse Licht herrschen muß. Damit ist gezeigt, daß die Tatsachen, die Wiesner (22) in seiner Abhandlung »Über Heliotropismus, hervorgerufen durch diffuses Tageslicht« mitgeteilt hat, nicht nur bei konstanter Belichtung, sondern schon bei sehr kurzen Induktionszeiten auftreten.

Damit schließe ich den experimentellen Teil dieser Arbeit und möchte nur noch die Folgerungen aus meinen und Blaauw's Resultaten für die Methodik reizphysiologischer Experimente kurz besprechen.



Fig. 6.

Es hat sich gezeigt, daß die heliotropische Empfindlichkeit der Pflanzen eine ungleich feinere ist als man bisher nur geahnt hat. Selbst wenn man nicht mit starken Intensitäten, wie das direkte Sonnenlicht, sondern mit ganz schwachem diffusen Licht arbeitet, treten bei sehr kurzen Belichtungszeiten schon kräftige Induktionswirkungen auf. Deshalb soll man es strenge vermeiden, die Versuchsobjekte vor dem Experiment im diffusen Tageslichte zu betrachten. Das unvorsichtige Heben eines Sturzes kann schon Induktion veranlassen. Methodisches zur Vorprüfung der Versuchspflanzen haben Pringsheim, Blaauw und K. Linsbauer (p. 1264) mitgeteilt. Alle diese Methoden werden zu prüfen sein. Es wäre ferner sehr wünschenswert, die Pflanzen in gut ventilierten Dunkelzimmern zu ziehen, denn die gebräuchlichen Verdunklungsvorrichtungen sind doch nur mehr minder sorgfältig improvisiert.

Was die heliotropische Dunkelkammer betrifft, so wäre es das vernünftigste, sie lichtdicht in drei Teile zu zerlegen, in die »Lichtkammer«, in die »Dunkelkammer« und in den Aufzuchtsraum. Die Versuchsobjekte kämen mit schädlichen Verbrennungsgasen nicht in Berührung (Richter); Versuche mit sehr kurzen oder intermittierenden Lichtreizen könnten dann völlig exakt ausgeführt werden, indem man aus einer Öffnung in der Lichtkammer das Licht in der gewünschten Weise zutreten läßt, es aber auch völlig abschließen kann; die vielen improvisierten Verdunklungsvorrichtungen, die uns ja stets ein unruhiges Gefühl des Nichtexaktarbeitens verursachen, könnten dann leicht wegfallen. Es wird ferner gut sein, die Dunkelkammer in die Richtung Nord—Süd zu verlegen, um bequem mit der direkten Sonne arbeiten zu können (siehe Fig. 6).

Zusammenfassung.

1. Das Hyperbelgesetz ist ein allgemein-physiologisches Gesetz und zusammen mit dem Talbot'schen Satz, dem Fitting-schen Sinusgesetz und dem Gesetz von Charpentier, Riccò, Asher und Schoute von einem Gesichtspunkt aus verständlich.

2. Die kurzen Präsentationszeiten, die von Blaauw angegeben wurden, haben sich durchaus bestätigt.

3. Das Licht der Quarzglasquecksilberlampe löst bei $^1/_{1200}$ und $^1/_{2000}$ Sekunden dauernder Belichtung und in der Entfernung bis 70 *cm* noch heliotropische Krümmungen von beträchtlicher Stärke aus. Von einer Annäherung an einen absoluten Zeitschwellenwert war nichts zu bemerken.

4. Auch das direkte Sonnenlicht vermag, auch wenn es nur $^1/_{2000}$ Sekunde auf die Keimlinge von *Avena sativa* einwirkt, noch kräftigen Heliotropismus zu induzieren.

5. Im schwachen diffusen Tageslicht reichte $^1/_{40}$ Sekunde dauernde Exposition noch zur Induktion des Heliotropismus hin. Selbstverständlich sind bei stärkerem diffusen Lichte noch kürzere Zeiten zu erwarten.

6. Die Versuche über die Erscheinung der Überbelichtung bestätigen alle Angaben Blaauw's. Hier wurde speziell auf die Bedeutung dieser Erscheinung für die Methodik der Reizphysiologie hingewiesen.

7. Die botanisch-reizphysiologische Methodik ist entsprechend den neuen Erkenntnissen von der Empfindlichkeit der Pflanzen zu verfeinern und es erscheint durchaus notwendig, sie ebenso exakt auszubilden, wie dies in der entsprechenden tierphysiologischen Disziplin bereits geschehen ist.

Es ist dem Verfasser ein Herzensbedürfnis, an dieser Stelle seinem hochverehrten Lehrer, Herrn Hofrat Prof. Dr. Julius Wiesner für die stete Förderung und das warme Interesse an dieser Arbeit seinen tiefgefühlten und ergebenen Dank auszusprechen. Herrn Pivatdozenten Dr. K. Linsbauer danke ich auch hier herzlich für manche praktische Ratschläge, die er mir stets bereitwilligst erteilte. Endlich danke ich Herrn Dr. A. Jenčič bestens für die Ausführung der Photographien.

Der hohen kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien erlaube ich mir für die Zuwendung einer Subvention den ergebensten Dank auszusprechen.

Nachtrag.

Es erfüllt den Verfasser mit großer Freude, neuerdings zwei das Hyperbelgesetz bestätigende Untersuchungen, die während der Drucklegung der vorliegenden Arbeit erschienen sind, den bisher referierten Abhandlungen anfügen und dem Gesamtbild harmonisch einfügen zu können.

In der ersten Mitteilung habe ich betont, daß man aus den Ergebnissen der Experimente Bachs über die Abhängigkeit der geotropischen Präsentationszeit von der Zentrifugalkraft das Hyperbelgesetz deutlich herauslesen kann. Wer bloß einmal mit geometrischem Blick die Präsentationszeitenkurve in Bachs Arbeit (2) auf p. 88 ansieht, erkennt sofort, daß es sich dort um eine gleichseitige Hyperbel handelt. Die mathematische Betrachtungsweise der Ergebnisse Bachs kommt nicht zu

einem so sichern Resultat, denn die Produkte aus Zentrifugalkraft und Präsentationszeit sind nicht sehr übereinstimmend. Aber das Auge sieht leichter über eine Wellung der Kurve hinweg als der »Zahlensinn« über eine Differenz von 25 oder 50 Einheiten! Miß Pekelharing, eine Schülerin Wents, hat die Produkte, die man sich nach den Bach'schen Angaben bilden kann, nicht genügend übereinstimmend gefunden, um daraus mit Sicherheit das Hyperbelgesetz herauslesen zu können. Sie hat deshalb diese und andere Versuche Bachs wiederholt und findet auf Grund sehr zahlreicher Experimente, daß zur Erzielung der eben merklichen geotropischen Induktion

a) bei Zentrifugalversuchen die Produkte aus Fliehkraft und Präsentationszeit konstant sind,

b) bei Versuchen in verschiedenen Ablenkungswinkeln von der Ruhelage die Produkte aus Präsentationszeit und wirksamer Schwerkraftskomponente ebenfalls konstant sind.

Ganz vor kurzem hat nun Artur Maillefer einige wichtige Ergebnisse, die aus einem zweijährigen Studium des Geotropismus resultieren, mitgeteilt. Maillefer suchte von vornherein bewußt nach einem Gesetz, das Reizgröße, Reizzeit und geotropischen Effekt verbindet. Er bediente sich dazu der besonders von Fitting verwendeten Methode des Vergleiches zweier Reizgrößen durch Applizieren derselben auf zwei genau antagonistische Flanken des reizbaren Organs. Mit Hilfe eines eigens gebauten Apparates gelang es ihm verschieden starke Zentrifugalkräfte durch verschieden lange Zeit auf zwei entgegengesetzte Seiten seiner Versuchsobjekte *(Avena)* wirken zu lassen. Da er sowohl das Verhältnis der Zentrifugalkräfte als auch jenes der Expositionszeiten willkürlich ändern konnte, so war es ihm möglich durch Tâtonnement jenes Verhältnis von Kräften und Zeiten zu eruieren, bei welchem Gleichgewicht herrschte, die Versuchspflanzen also keinerlei Krümmung aufwiesen.

Das Resultat entspricht allen Erwartungen (p. 286):

»Pour que l'induction géotropique produite par une force f_1 soit égale à l'induction produite par une

force f_2, il faut que le rapport $\frac{f_1}{f_2}$ soit égal au rapport $\frac{t_2}{t_1}$ des temps pendant lesquels les forces agissent.« Und weiter: »Ce résultat nous permettra de définir l'induction géotropique comme le produit de la force qui agit sur la plante par le temps pendant lequel elle agit.«

Eine weitere Übereinstimmung: Auch Maillefer, als mathematisch geschulter Autor, war sofort von der Gestalt der Bach'schen Präsentationszeitenkurve frappiert; er erkannte gleich mir die Hyperbelgestalt dieser Kurve und holte ebenfalls aus der Gleichung der Kurve das Gesetz heraus: »Le temps de présentation est inversément proportionnel à la force centrifuge qui agit sur la plante« (p. 290).

Zum Schluß ein halber Widerspruch: Maillefer hat auch die Resultate, die Bach beim Studium der Abhängigkeit der geotropischen Präsentationszeit vom Angriffswinkel der Schwerkraft erhielt, der mathematischen Behandlung unterworfen. Er fand die Bach'schen Zahlen am besten mit dem Gesetz übereinstimmend, daß die Präsentationszeit der Quadratwurzel aus dem Sinus des Neigungswinkels verkehrt proportioniert ist. Dieser Satz steht nicht nur in prinzipiellem Widerspruch zum Hyperbelgesetz, sondern auch in speziellem Gegensatz zu unserer auf p. 1252 dieser Abhandlung gegebenen Deutung der Ergebnisse von Fitting und Bach. Fitting hat mit seinem intermittierenden Klinostaten gezeigt, daß die Präsentationszeit dem Sinus des Neigungswinkels verkehrt proportioniert ist und die Resultate, die Bach beim Studium derselben Frage auf anderem Wege erhielt, leisten wenigstens zum Teil diesem Gesetz genüge. Nun findet aber Maillefer, daß bei den Bach'schen Zahlen nicht der Sinus, sondern die Quadratwurzel aus dem Sinus in Betracht kommt. Gleichwohl kann er gegen die Fitting'schen Resultate nichts einwenden. Dieser Widerspruch fällt ihm selbst auf (p. 310):

»Il est un point qui mérite d'être relevé, c'est que tandis que l'effet géotropique mesuré à l'aide de la méthode d'induction alternative est proportionnel au sinus de l'angle, l'effet géotropique mesuré à l'aide du temps de présentation

est proportionnel à la racine du sinus...... Il y a ici un point obscur; il serait possible de l'éclaircir à l'aide d'une hypothèse; nous ne chercherons pas à le faire, attendant que l'expérience nous ait fourni des données plus sûres que celles, dont nous disposons actuellement.«

Im letzten Satz dieser aus Maillefers Arbeit zitierten Stelle ist nun meiner Ansicht nach der springende Punkt zu suchen. Die Resultate Bachs waren ganz einfach nicht zahlreich und exakt genug, um bereits die Anwendung mathematischer Analysis zu vertragen. Ich verweise aber Maillefer auf die vorläufige Mitteilung der Miß Pekelharing (siehe p. 1290 dieser Arbeit), in welcher die Produkte aus Reizzeit und wirkender Schwerkraftskomponente viel übereinstimmender sind als bei Bach. Wenn Maillefer die Elderton'sche Methode der Konstantenberechnung, die mir fremd ist, auf diese Zahlen anwenden wird, so muß er, daran ist kein Zweifel, zu dem nach allem Dargelegten notwendig zu erwartenden Resultate kommen, daß zwischen Präsentationszeit und Neigungswinkel jene Beziehung besteht, die Fitting festgelegt hat und die allein vom Standpunkt des Hyperbelgesetzes verständlich erscheint.

Alle Reizphysiologen seien hiemit auf die Abhandlung Maillefers aufmerksam gemacht, in welcher sich noch eine Reihe interessanter Formeln findet — lauter Ergebnisse der Anwendung von Mathematik auf biologische Probleme. Wenn es in der vorliegenden Arbeit gelungen ist, eine nicht unbeträchtliche Zahl verschiedenster Gesetzmäßigkeiten aus einem Satze heraus zu erklären, so verdanken wir dieses Ergebnis nur der mathematischen Betrachtungsweise. Sie vermochte es, in diesem Falle unser Wissen zu vertiefen und eine große Zahl von Kenntnissen zu einer Erkenntnis zu verdichten. Ihr Wert als Methode der Forschung kann speziell in der Biologie nicht genug betont werden.

Literatur.

1. Asher L., Zeitschrift für Biologie, Bd. 35, 1897.
2. Bach H., Jahrb. für wiss. Bot., Bd. 44, 1907.
3. Blaauw A. H., Extrait d. Rec. d. Trav. Bot. Neerl. Inaug.-Diss., Bd. 5, 1909.
4. Bloch A. M., Compt. rend. de l. soc. d. biol., Bd. 37, 1885.
5. Charpentier A., Archive d'Ophthalmol., Bd. 10, 1890.
6. — Académie d. sciences, 13. Dez., 1880.
7. Figdor W., Diese Sitzungsber., Bd. 102, 1893.
8. — Wiesner-Festschrift, Wien, Konegen, 1908.
9. Fitting H., Jahrb. für wiss. Bot., Bd. 41, 1905.
10. Fröschel P., Diese Sitzungsber., Bd. 117, 1908.
11. — Naturwiss. Wochenschrift, Bd. 24, Nr. 27, 1909.
12. Grijns G. und A. K. Noyons, Arch. für Anat. u. Physiol., 1905.
13. Kries J. v., Zeitschrift für Sinnesphysiol., Bd. 41, 1906.
14. Linsbauer L., Wiesner-Festschrift, Wien, Konegen, 1908.
15. Pringsheim E., Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 26*a*, 1908.
16. Riccò, Annal. d'Ottalmol., Bd. 6, 1877. Zit. n. O. Zoth, in Nagel's Handb. d. Physiol. d. Menschen.
17. Schoute, Zeitschrift für Psych. u. Phys. d. Sinnesorgane, Bd. 19, 1899.
18. Weiß O. und Ernst Laqueur, Beiträge zur Physiol. und Pathol., 1908.
19. Went F. A. F. C., Referat über die Untersuchung von A. H. Blaauw in Proceedings of the Meetings of Saturday, September 26, 1908. Autorisierte Übersetzung aus dem Englischen von P. Fröschel, Österr. Bot. Zeitschrift, 1909, Nr. 2.
20. Wiesner J., Denkschriften der Wiener Akad. d. Wiss., Bd. 39, 1878.
21. — Denkschriften der Wiener Akad. d. Wiss., Bd. 43, 1880.
22. — Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 16. 1898.
23. — Österr. Bot. Zeitschrift, 1893.

Nachtrag zum Literaturverzeichnis.

Maillefer A., Etude sur le géotropisme. Bull. d. l. Soc. Vaudoise d. scienc. nat. Vol. 45, Juni 1909.

Pekelharing C. J., Proceedings of the Meeting of Saturday. May 29, 1909.